

ADAM ŁOMNICKI

Zakład Badania Ssaków PAN  
17-230 Białowieża  
E-mail: adam.lomnicki@uj.edu.pl

## DOBÓR NATURALNY

### DOSTOSOWANIE I WSPÓŁCZYNNIK DOBORU ORAZ INNE MIARY DOSTOSOWANIA

Dobór naturalny polega na zróżnicowanym przeżywaniu i reprodukcji osobników różniących się cechami dziedzicznymi wpływającymi na to przeżywanie i reprodukcję. Terminem, który ułatwia przekazywanie wiedzy o mechanizmach doboru jest dostosowanie (ang. fitness). Terminu tego nie należy mylić z przystosowaniem, czyli adaptacją (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Poziomy doboru, adaptacje* w tym zeszycie KOSMOSU). Dostosowanie najłatwiej zdefiniować dla organizmów z pokoleniami nie zachodzącymi na siebie. Jeśli samica motyla składa  $B$  jaj samiczych (zakładamy, że zwykle samców jest tyle samo co samic i że ta liczba wystarcza do zapłodnienia wszystkich samic), a z tych jaj do czasu reprodukcji dożywa jedynie ułamek  $P$  samic, to tak zwany współczynnik reprodukcji netto  $R$ , opisujący wzrost lub spadek populacji w ciągu jednego pokolenia, jest dany iloczynem  $R = BP$ . Inaczej rzecz ujmując, współczynnik  $R$  jest to liczba córek przypadających na jedną matkę, które same dojrzewają do czasu reprodukcji. Warto mieć na uwadze, że współczynnik reprodukcji  $R$  jest iloczynem, ponieważ wyższe  $R$  może być spowodowane albo wyższymi zdolnościami reprodukcyjnymi  $B$  albo lepszym przeżywaniem  $P$ . Pozwala to na odrzucenie fałszywego argumentu niektórych dawnych krytyków teorii doboru, że gatunki o wysokiej rozrodczości winny wyeliminować te, które wydają mniej potomków. Bez wzięcia pod uwagę zróżnicowanego przeżywania taki argument nie ma sensu.

Współczynnik reprodukcji netto  $R$  jest nie tylko sposobem opisu dynamiki liczebności populacji w ekologii, ale może być wprost użyty jako miara dostosowania. Genotyp o wyższym  $R$  winien być częstszy w następnych pokoleniach, a w ciągu wielu pokoleń wyeliminować genotyp alternatywny. Dla przebiegu doboru nie jest jednak ważna bezwzględna wartość  $R$ , ale jego wartość w stosunku do pozostałych genotypów. Dlatego w genetyce populacyjnej stosuje się wartości względne dostosowania  $W$ , dzieląc wszystkie wartości  $R$  przez jej wartość najwyższą, tak jak przedstawiono to na poniższym przykładzie dostosowania trzech różnych genotypów i ich współczynników doboru  $s$ .

Genotypy	$AA$	$Aa$	$aa$
Współczynnik reprodukcji netto $R$	2,0	2,0	1,5
Dostosowanie względne $W$	1,0	1,0	0,75
Współczynnik doboru $s$	0,0	0,0	0,25

Zauważmy, że dostosowanie względne obliczono dzieląc wszystkie współczynniki reprodukcji  $R$  przez współczynnik najwyższy  $R = 2$ , natomiast współczynnik doboru obliczono odejmując wartość dostosowania od liczby 1.

Dostosowanie, tak jak je tutaj przedstawiono, nie jest cechą pojedynczego osobnika, ale cechą grupy osobników jednego z genotypów, ponieważ w obliczenie opisanych powyżej danych wchodzi prawdopodobieństwo przeżycia  $P$ . Tego prawdopodobieństwa nie da się ustalić dla pojedynczego osobnika, a jedynie dla dużej grupy osobników, obliczając ułamek tych, które przeżyły do czasu reprodukcji, w stosunku do wszystkich urodzonych

lub wszystkich jaj złożonych przez samice z poprzedniego pokolenia. Także liczbę wydanego potomstwa trzeba obliczać dla całej grupy osobników o takim samym genotypie, które przeżyły do czasu reprodukcji, co oznacza wyliczanie średniej arytmetycznej liczby wydanego potomstwa. Tu należy wspomnieć, że ta średnia arytmetyczna dotyczy jednego pokolenia. Gdy interesuje nas średni współczynnik reprodukcji netto dla wielu pokoleń, to obowiązuje liczenie średniej geometrycznej. Wynika to stąd, że tylko średnia geometryczna współczynnika reprodukcji netto jest miarą przyrostu populacji w ciągu kilku pokoleń.

Z tego co powiedziano powyżej wynika, że proces doboru naturalnego jest zwykle procesem losowym wymagającym statystycznego opisu. Los nosiciela pewnego genotypu jest zdeterminowany tylko wówczas, gdy jest to genotyp letalny w każdym środowisku. Jednak tak zwykle nie jest. Genotypy w tym samym środowisku różnią się zwykle prawdopodobieństwem przeżycia i liczbą wydanego potomstwa, niemożliwe jest zatem przewidzenie losów pojedynczego osobnika, a jedynie określenie średniego dostosowania danego genotypu w danym środowisku.

Dostosowanie względne można wyliczyć w oparciu o współczynnik reprodukcji netto tylko wtedy, jeśli porównywane genotypy nie różnią się czasem trwania pokolenia. Nie ma przy tym znaczenia, czy mamy do czynienia

z nie zachodzącymi na siebie czy zachodzącymi pokoleniami. Jeśli natomiast dwa różne genotypy mają ten sam współczynnik  $R$ , na przykład równy 2, ale jeden z nich ma w ciągu roku jedno pokolenie, a drugi dwa pokolenia, oznacza to, że ten pierwszy wzrasta w ciągu roku dwukrotnie, a ten drugi czterokrotnie. Wyliczanie dostosowania względnego  $W$  jest wtedy wprawdzie bardziej złożone, co omówiono w artykule KOZŁOWSKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU, ale wszystko co napisano dalej o zastosowaniu  $W$  i współczynnika doboru pozostaje w mocy. Jest to ogromna siła genetyki populacji, której przewidywania są niezależne od wszelkich szczegółów ekologii danego gatunku, takich jak zachodzenie czy nie zachodzenie na siebie pokoleń, długości trwania pokolenia, zależności od wieku śmiertelności czy płodności, itp.

Przy badaniu różnego rodzaju adaptacji, szczególnie adaptacji behawioralnych, zwykle nie dysponujemy dokładnymi danymi o dostosowaniu, ale przypuszczamy, że pewne cechy są tak ściśle skorelowane z dostosowaniem, że mogą być jego miarą. Na przykład w poszukiwaniu optymalnej proporcji płci potomstwa miarą dostosowania jest liczba pozostawionych przez samicę wnuków, a przy szukaniu optymalnych sposobów żerowania – ilość pokarmu zdobytą przy najmniejszym wysiłku lub w najkrótszym czasie.

#### DOBÓR JAKO ZMIANA CZĘSTOŚCI GENÓW

Dobór naturalny w swej najprostszej postaci to zmiana częstości genów, a właściwie alleli tego samego genu, w populacji, tak jak to opisuje klasyczna genetyka populacyjna. W swej podstawowej wersji dotyczy ona dwóch alleli w jednym locus. Jeśli częstość allelu  $A$  wynosi  $p$ , a recesywnego  $a$  wynosi  $q$ , co przy dwóch allelach daje  $p + q = 1$ , to zgodnie z regułą Hardy'ego i Weinberga (porównaj artykuł ŁOMNICKIEGO *Spotkanie Darwina z genetyką* w tym zeszycie KOSMOSU), częstość trzech genotypów wynosi

Regułę tę można wyprowadzić teoretycznie na różne sposoby. Ponieważ częstości alleli  $p$  i  $q$ , to także prawdopodobieństwa,

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ p^2 & 2p & q^2 \end{array}$$

że losowo napotkana jakakolwiek gameta męska lub żeńska jest nosicielem danego allelu, zatem losowe powstawania homozygot

$AA$  i homozygot  $aa$  może być opisane jako mnożenie prawdopodobieństw niezależnych, a losowe powstawanie heterozygot także mnożenie i dodawanie prawdopodobieństw wykluczających się. Dokładniejsze opisy tej reguły można znaleźć w obszerniejszych podręcznikach biologii ewolucyjnej (KRZANOWSKA i współaut. 2002, FUTUYMA 2008). Dodać tu tylko należy, że wyprowadzenia tej reguły nie wymagają znajomości wyższej matematyki, wystarczy jej znajomość na poziomie gimnazjum. Tu ograniczę się do kilku stwierdzeń, które wydają się ważne i które wynikają z modeli genetyki populacyjnej i były sprawdzane w eksperymentach laboratoryjnych lub w badaniach terenowych.

Efektywność doboru przejawia się zmianą częstości alleli pomiędzy pokoleniami. Jest rzeczą intuicyjnie oczywistą, bez angażowania w to matematyki, że im większe różnice w dostosowaniu między poszczególnymi ge-

notypami, tym większe zmiany w częstości alleli. Z drugiej jednak strony genetyka populacyjna poucza nas, że sprawa ta nie zawsze jest tak prosta.

Po pierwsze, zmiana w częstości allelu zależy od jego zmienności genetycznej w obrębie jednego locus opisanej przez wariancję. W przypadku dwóch alleli w jednym locus mamy do czynienia ze skalą nominalną i dychotomiczną. Jeśli jednemu z alleli przypiszemy liczbę 0 a drugiemu liczbę 1, to stosując stosowany w statystyce matematycznej wzór na wariancję otrzymamy dla skali nominalnej dychotomicznej wariancję  $\sigma^2$  daną wzorem

$$\sigma^2 = pq.$$

Pamiętając, że  $p = 1 - q$ , łatwo zauważyć, że wariancja spada do zera, gdy w danym locus jest tylko jeden allel i jest bardzo niska, gdy jeden z alleli występuje z bardzo niską częstością. Natomiast, gdy oba allele występują z maksymalną częstością, czyli gdy  $p = q = 0,5$ , wówczas wariancja jest najwyższa. Genetyka populacyjna poucza nas, że zmiana częstości allelu  $\Delta q$  jest liniowo zależna od wariancji  $\sigma^2 = q(1 - q)$ . Wynika z tego, że dobór jest niemożliwy przy wariancji zerowej, zmiany częstości  $\Delta q$  są niewielkie przy niskiej wariancji a duże przy dużej wariancji.

Wspomniany tu efekt niskiej wariancji jest jeszcze silniejszy przy doborze przeciw homozygotom recesywnym w sytuacji pełnej dominacji. Wynika to z faktu, że przy niskiej częstości  $q$  allelu recesywnego  $a$  występuje on głównie w heterozygotach, które fenotypowo nie różnią się od homozygot dominujących i dlatego allel  $a$  jest w bardzo niewielkim stopniu eliminowany przez dobór. Jest tak nawet w sytuacji, gdy homozygota recesywna  $aa$  jest letalna, czyli jej dostosowanie wynosi 0 a współczynnik doboru 1. Jest to zjawisko ważne w przypadku chorób genetycznych, które często są determinowane przez homozygoty recesywne. Z modeli genetycznych można wyliczyć, że pięciokrotne zmniejszenie częstości allelu recesywnego z  $q = 0,5$  do  $q = 0,1$  przez zupełną eliminację jego homozygot  $aa$  wymaga zaledwie 8 pokoleń, natomiast pięciokrotne jego zmniejszenie z  $q = 0,1$  do  $q = 0,02$  wymaga aż 40 pokoleń. Zupełna eliminacja tego allelu jest niemożliwa.

Pamiętając o tym, że nowopowstające mutacje występują z częstością raz na 10 tysięcy do raz na 100 tysięcy na allel na pokolenie wydaje się, że nacisk mutacyjny ma znikome znaczenie w stosunku do doboru. Genetyka populacyjna pokazuje, że tak nie jest. Wzrost częstości allelu  $a$  wynikający z nacisku muta-

cyjnego jest tym większy im rzadszy jest allel  $a$ , bo wówczas częściej allel  $A$  zmienia się w  $a$ , natomiast spadek częstości wynikający z doboru jest tym mniejszy im ten allel jest rzadszy. Prowadzi to do stanu równowagi opisanej równaniem

$$\hat{q} = \sqrt{u/s}$$

gdzie  $u$  oznacza częstość mutacji, zaś  $s$  współczynnik doboru. Gdy homozygoty recesywne  $aa$  są letalne ( $s = 1$ ), a częstość mutacji na allel  $i$  na pokolenie wynosi  $10^{-4}$ , wówczas częstość allelu  $a$  w stanie równowagi wynosi  $\hat{q} = 0,01$ . Ponieważ większość szkodliwych alleli nie jest letalna, ma więc niższe niż 1 wartości współczynnika doboru, ich częstość wynikająca z równowagi selekcyjno-mutacyjnej będzie jeszcze wyższa.

Zależności podane powyżej wyjaśniają utrzymywanie się zmienności genetycznej w naturalnych populacjach, ale tylko wtedy, gdy jeden z alleli jest rzadki, rzędu 1%. Inna sprawa to utrzymywanie się w populacji w jednym locus więcej niż jednego allelu w częstości znacznie przekraczającej 1%. Klasyczne wyjaśnienie tłumaczy taki polimorfizm wyższym dostosowaniem heterozygot w stosunku do obu homozygot. W takiej sytuacji od różnic w dostosowaniu obu homozygot zależy częstość obu alleli w stanie równowagi. Popularnym przykładem empirycznym jest utrzymywanie się allelu anemii sierpowatej  $Hb^s$  w populacjach mieszkańców Afryki narażonych na malarię. Homozygoty tego allelu cierpią na anemię sierpowatą i 80% z nich nie dożywa do wieku reprodukcyjnego. Homozygoty normalnego allelu alternatywnego  $Hb^A$  nie są odporne na malarię i często giną po zakażeniu. W najlepszej sytuacji są heterozygoty  $Hb^A Hb^s$ , które są odporne na malarię i nie cierpią na ostrą formę anemii sierpowatej. Stąd utrzymywanie się w rodzimych populacjach afrykańskich obu alleli w wysokich częstościach.

W tym miejscu wspomnieć należy o sytuacji przeciwnej, gdy dostosowanie heterozygot jest niższe od obu homozygot. Może to na przykład zachodzić w trakcie procesu specjacji, gdy przedstawiciele dwóch różnych nowopowstałych gatunków, nie oddzielonych barierą rozrodczą, przeżywają lepiej niż ich mieszańce. Teoretycznie, gdy nie ma napływu obu alleli z zewnątrz, ostatecznie eliminowany jest allel rzadszy, a wygrywa częstszy. Gdy z zewnątrz napływają homozygoty obu gatunków, między którymi dochodzi do kojarzeń, powstaje tak zwana strefa mieszań-

ców między dwoma gatunkami. Opisywane tu niższe dostosowanie heterozygot wskazuje na jedną ważną cechę doboru naturalnego. Wyobraźmy sobie następujące wartości dostosowania trzech genotypów i bardzo niewielką częstość allelu  $A$  wynoszącą na przykład  $p = 0,3$ . Mimo, że najwyższe dostosowanie daje w homozygotie allel  $A$ , nie może

	$AA$	$Aa$	$aa$
dostosowanie $W$	1,0	0,1	0,8

on wyeliminować allelu  $a$ , ponieważ przy niskiej częstości  $A$  większość tych alleli znajduje się w heterozygotach eliminowanych przez dobór. Wynika to z faktu, że dobór działa zwykle drobnymi krokami i nie może przejść przez fazę niższego dostosowania, aby osiągnąć dostosowanie najwyższe. Taki przeskok możliwy jest tylko za pomocą dryfu genetycznego.

Wracając do mechanizmów utrzymujących polimorfizm genetyczny, wspomnieć należy o zróżnicowaniu naturalnych siedlisk w czasie i w przestrzeni. Jeśli jakiś gatunek ma dwa pokolenia w roku z tym, że wiosną najwyższe dostosowanie daje homozygota  $AA$ , zaś jesienią homozygota  $aa$ , to w tym locus będzie się utrzymywał polimorfizm genetyczny pod warunkiem, że dostosowanie heterozygoty  $Aa$  jest wyższe, aniżeli średnie dostosowanie z obu homozygot  $AA$  i  $aa$ . W podobny sposób jak czas może działać heterogeniczność przestrzenna. Jeśli osobniki przemieszczane są biernie w dwa różne siedliska, a w każdym z nich przewagę w dostosowaniu ma inna z homozygot, to polimorfizm genetyczny jest możliwy pod tym sa-

my warunkiem, co przy heterogeniczności w czasie: wyższym dostosowaniu heterozygot w stosunku do średniej obu homozygot.

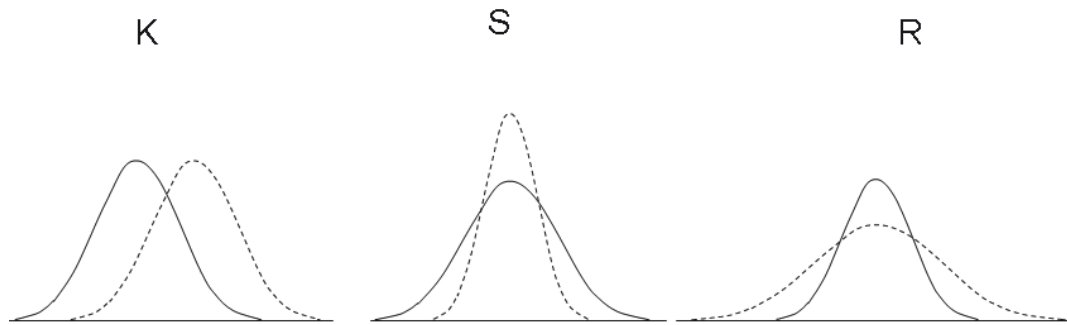
Ważnym mechanizmem utrzymującym polimorfizm jest dobór zależny od częstości, a szczególnie dobór faworyzujący genotypy rzadsze, czyli odstępców i dlatego zwany doбором apostatycznym. Przyczyną takiego doboru są czynniki ekologiczne. Drapieżnik poszukujący ofiar uczy się łatwo znajdować osobniki typowe i dlatego pomija osobniki odmienne. W podobny sposób drapieżnik, pasożyt lub organizm chorobotwórczy potrafi przewyciężyć typowe sposoby obrony ofiary lub gospodarza, a może nie być przystosowany do nietypowego sposobu obrony. Dlatego ofiary drapieżnika lub gospodarze pasożyta lepiej przeżywają, gdy są odmienne od większości osobników w populacji. Podobnie ma się rzecz z drapieżnikiem czy pasożytem: osobniki takie lepiej dają sobie radę, gdy stosują nietypowe sposoby ataku na ofiarę lub na gospodarza, przed którymi te ostatnie nie wykształciły obrony. W ten sposób osobniki różniące się od większości lub stosujące inne niż większość sposoby obrony lub ataku, lepiej dają sobie radę, utrzymując polimorfizm genetyczny. Trzeba tu dodać, że niektóre modele strategii ewolucyjnie stabilnej także prowadzą do polimorfizmu. Na przykład w najprostszym modelu agresora i ustępującego, lepiej być agresorem, gdy w populacji jest przewaga osobników ustępujących, a ustępującym, gdy przeważają agresorzy (patrz artykuł ARGASIŃSKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU).

## DOBÓR CECH ILOŚCIOWYCH – ODZIEDZICZALNOŚĆ

Powyżej rozpatrywaliśmy dobór cech jakościowych zdeterminowanych przez dwa allele w jednym locus, niemniej różnice między osobnikami jednego gatunku są najczęściej ilościowe, a nie jakościowe. W badaniu tej zmienności stosuje się rozkład normalny, zwany niekiedy krzywą Gaussa. Nie oznacza to, że zmienność wszelkich cech jest opisana rozkładem normalnym, tak na przykład masa ciała wielu zwierząt i roślin ma rozkład skośny, lognormalny, niemniej przez odpowiednią transformację danych można uzyskać rozkład normalny także masy ciała.

Rozpatrując dobór cech ilościowych można się spotkać z trzema różnymi sposobami doboru (Ryc. 1): kierunkowym, gdy faworyzowane są osobniki o najniższym lub najwyższym wymiarze danej cechy; stabilizującym,

gdy faworyzowane są osobniki o wymiarach średnich lub zbliżonych do średnich; oraz rozrywającym, gdy faworyzowane są osobniki o wymiarach skrajnych, a upośledzone te o wymiarach pośrednich. Najczęstszy i najlepiej zbadany jest dobór kierunkowy, ale ponieważ znane są sytuacje wskazujące na możliwość działania doboru stabilizacyjnego lub rozrywającego, taki dobór też powinien być wzięty pod uwagę. Wiadomo na przykład, że wśród ludzkich noworodków lub wśród wróbli narażonych na gwałtowną burzę śnieżną najgorzej przeżywają osobniki o skrajnych wielkościach ciała, co teoretycznie może powodować dobór stabilizacyjny. Rozważając natomiast możliwość specjacji sympatrycznej (patrz artykuł SZYMURY w tym zeszycie KOSMOSU) rozważa się teoretyczną sytuację, w której osobni-



Ryc. 1. Schemat działania doboru kierunkowego (K), stabilizującego (S) i rozrywającego (R) na cechę ilościową.

Na osi poziomej przedstawiono wymiar selekcionowanej cechy, na osi pionowej frekwencję osobników posiadających ten wymiar cechy. Linia ciągłą oznaczono rozkład cechy przed doбором, linią przerywaną jak efekt doboru. Przy doborze rozrywającym przedstawiono początkowy efekt jego działania, powodujący wzrost zmienności, na dalszym etapie można się spodziewać najpierw spadku, a potem eliminacji pośrednich wymiarów selekcionowanej cechy.

ki średniej wielkości, których jest najwięcej, najbardziej eksploatują odpowiadający ich wymiarowi rodzaj zasobów tak, że zasobów tych zaczyna brakować i zanim nastąpi restytucja tych zasobów w lepszej sytuacji są osobniki o wymiarach skrajnych. Prowadzi to do specjalizacji do dwóch różnych rodzajów zasobów.

Omawiane tu przypadki nie świadczą jeszcze o działaniu doboru naturalnego, a jedynie tak zwanego doboru fenotypowego (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Spotkanie Darwinia z genetyką* w tym zeszycie KOSMOSU). Wyobraźmy sobie, że pewne cechy, na przykład wielkość nasion fasoli lub czas przystępowania sikorki bogatki do rozrodu nie są dziedziczne. Zatem gdyby do następnego pokolenia przeznaczać tylko największe nasiona fasoli lub gdyby w danym roku zginęło z powodu wiosennych chłódów całe potomstwo sikor rozpoczynających lęgi wcześniej, to byłyby to dobór fenotypowy, czyli zróżnicowane przeżywanie lub reprodukcja osobników o pewnych cechach fenotypowych, ale bez zmian genetycznych. Jeśli cechy te nie są dziedziczne, a są jedynie efektem wpływu środowiska, to w następnym pokoleniu nie zmieni się średnia wielkość nasion fasoli, ani średni czas przystępowania do lęgu u sikor. Gdyby natomiast wielkość nasion fasoli była zdeterminowana genetycznie, bez efektów środowiskowych, to wówczas średnia wielkość nasion fasoli w następnym pokoleniu byłaby taka, jak średnia z nasion, które przeznaczono na otrzymanie następnego pokolenia. Mielibyśmy do czynienia ze zmianą średniej wielkości nasion w wyniku doboru.

Dla zrozumienia jak działa dobór sztuczny przy doskonaleniu roślin i zwierząt oraz jak działa dobór naturalny w wolnej przyrodzie niezbędne jest wprowadzenie pojęcia odziedziczalności (ang. heritability). Porównując zmienność między rodzicami i dziećmi oraz między rodzeństwem, szczególnie rodzeństwem jednojajowym, możemy ustalić jak duża frakcja zmienności ma podłoże genetyczne, a jak duża jest efektem wpływu środowiska. Zmienność tę mierzymy wariancją, która jest miarą zmienności. Całkowitą wariancję fenotypową  $V_p$  możemy podzielić na wariancję dziedziczną  $V_G$  oraz wariancję środowiskową  $V_E$ :

$$V_p = V_G + V_E$$

a odziedziczalność  $h^2$  jest określona stosunkiem  $h^2 = V_G/V_p$ .

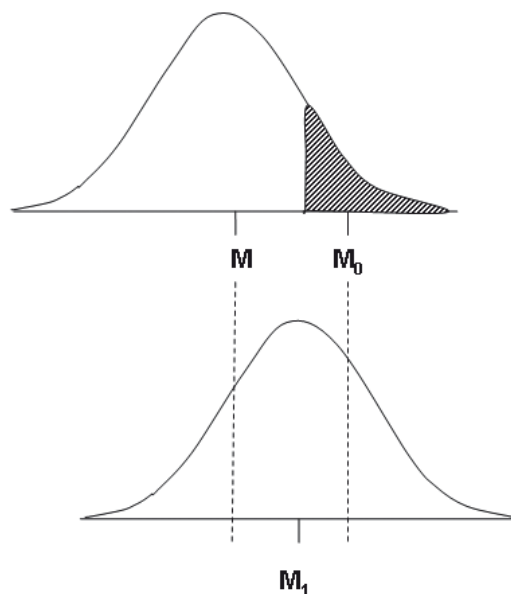
Powyżej rozważaliśmy sytuację, gdy wielkość nasion fasoli nie jest dziedziczona i ma odziedziczalność  $h^2 = 0$  lub jest dziedziczona bez efektów środowiskowych i ma odziedziczalność  $h^2 = 1$ . W rzeczywistości wielkość nasion fasoli zależy tak od ich genotypu jak i od środowiska. Załóżmy, że średnia wielkość nasienia fasoli wynosi początkowo  $M$ , a my do następnego pokolenia wybieramy tylko nasiona największe o średniej  $M_0$  (Ryc. 2). Różnicę  $(M_0 - M)$  nazywamy różnicą selekcyjną i jest to termin stosowany przy doborze sztucznym w doskonaleniu roślin uprawnych i zwierząt hodowlanych. W warunkach naturalnych odpowiada to doborowi fenotypowemu. Gdy w następnym pokoleniu średnia wielkość nasion wyniesie  $M_1$ , to różnicę  $(M_1 - M)$  nazywamy reakcją na dobór. Między tymi dwiema różnicami a odziedziczalnością zachodzi następujący związek

$$h^2 = \frac{M_1 - M}{M_0 - M}$$

Wynika z tego, że przy zerowej odziedziczalności reakcja na dobór jest zerowa, zaś przy odziedziczalności  $h^2 = 1$ , reakcja na dobór jest równa różnicy selekcyjnej. W realnym świecie odziedziczalność mieści się w granicach od 0 do 1 i zależy nie tylko od danej cechy i badanego gatunku, ale także od warunków środowiskowych, gdyż negatywny wpływ środowiska na dostosowanie obniża zwykle parametr  $h^2$ . Długotrwały i intensywny dobór danej cechy w jednym określonym kierunku prowadzi do spadku zmienności genetycznej, a tym samym do spadku odziedziczalności, co zmniejsza efektywność dalszego doboru.

Jeszcze do niedawna przyrodniczy badający procesy ewolucji w warunkach naturalnych nie zajmowali się odziedziczalnością, pozostawiając tę sprawę rolnikom zajmującym się doбором sztucznym roślin uprawnych i zwierząt hodowlanych. Nie odróżniano też doboru naturalnego od doboru fenotypowego. Postęp dokonany w ciągu ostatnich 30 lat podniósł standardy badań nad doбором w warunkach naturalnych (ENDLER 1986). Znane są sposoby oceny odziedziczalności w wolnej przyrodzie, a dla ustalenia czy dobór miał miejsce trzeba stwierdzić nie tylko istnienie doboru fenotypowego, ale również ustalić czy nastąpiła zmiana średniej wartości badanej cechy w następnym pokoleniu.

Odróżnienie doboru fenotypowego od doboru naturalnego dotyczy nie tylko cech ilościowych. Można wyobrazić sobie cechę jakościową, która nie jest zdeterminowana genetycznie, lecz środowiskowo, tak że eliminacja osobników nie posiadających tej



Ryc. 2. Rozkład wielkości cechy podlegającej doborowi przed doбором (górny wykres) i w pierwszym pokoleniu po doborze (dolny wykres).

Na osi poziomej przedstawiono wymiar selekcyjowanej cechy, na osi pionowej frekwencję osobników posiadających ten wymiar cechy. Przed doбором średnia wartość tej cechy w populacji wynosi  $M$ , ale do reprodukcji przeznaczane są tylko osobniki o wyższych wymiarach tej cechy (obszar zakresowany) takich, których średnia wynosi  $M_0$ . Różnica ( $M_0 - M$ ) to tak zwana różnica selekcyjna. Średnia wartość selekcyjowanej cechy w następnym pokoleniu wynosi  $M_1$ , zaś różnica ( $M_1 - M$ ) to tak zwana odpowiedź na dobór.

cechy nie zmienia jej frekwencji w następnym pokoleniu.

## NATURAL SELECTION

### Summary

Some basic rules concerning the theory and the consequences of natural selection are presented and the definition of natural selection is given according to ENDLER (1986). The concept of fitness and its diverse definitions are presented and a short account of natural selection as the

process of changes in gene frequencies is given. Some counterintuitive examples of the outcomes of selection and its limitations are introduced. The selection on quantitative traits and the concept of heritability are also discussed.

## LITERATURA

ENDLER J., 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton.  
FUTUYMA D., 2008. *Ewolucja*. Wydawnictwo. Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.

KRZANOWSKA H., ŁOMNICKI A., RAFIŃSKI J., SZARSKI H., SZYMURA J. M., 2002. *Zarys mechanizmów ewolucji*. PWN, Warszawa.